



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Biología reproductiva de *Sabal maurittiformis*, una palma de importancia económica en la Costa Caribe de Colombia

Reproductive biology of *Sabal maurittiformis*, an economically important palm in the Caribbean Coast of Colombia

Edwin Brieva Oviedo^{1,2}

edwin.brieva@gmail.com

¹ Corporación universitaria del Caribe Cecar- Facultad de Educación y Humanidades

² Grupo de investigación en Biotecnología Vegetal de la Universidad de Sucre

Luis Alberto Núñez A^{3,4}

lanunez@unisalle.edu.co

² Programa de Biología Universidad de La Salle

³ Grupo de Investigación Palmas Silvestres Neotropicales

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia

Resumen

Estudiamos la fenología de la población, de la inflorescencia, la biología floral, el sistema reproductivo, la eficiencia y la ecología de la polinización de la palma Amarga *Sabal mauritiiformis* en un agroecosistema en los alrededores del municipio Sincelejo, Sucre, Costa Caribe de Colombia. *S. mauritiiformis* presenta estipes de 2-25 metros de altura, con 1 a 9 inflorescencias interfoliarias ($n = 320$). La floración se extiende desde mayo a noviembre, con un pico entre junio-agosto. Cada inflorescencia dura en floración entre 10 a 20 días. Cada inflorescencia presenta flores hermafroditas individuales, protandras y con floración basipeta. La antesis ocurre en la madrugada entre la 1 y 6 a.m, pero las anteras liberan polen únicamente entre 6:30 y 7:30 a.m. y los estigmas están receptivos entre las 10:00- 13:00. La autopolinización es mayormente autoincompatible, no presenta apomixis y la palma es Xenógama. Entre los visitantes florales se encuentran 75 especies de insectos y otros artrópodos, entre los cuales están Coleópteros (Curculionidae, Chrysomelidae, Lampiridae), Dípteros (Drosophilidae, Muscidae, Syrphidae),



Ejecutado por:



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Himenópteros (Apidae, Vespidae, Formicidae), Lepidópteros y Heterópteros. Los insectos visitan las inflorescencias por polen, néctar y tejido floral. La polinización cruzada se realiza en el día, principalmente por *Scaptotrigona* sp. 1 y *Nannotrigona mellaria* (Apidae: Meliponini) y adicionalmente puede darse la polinización por el viento. La eficiencia reproductiva de la especie es baja, evidenciada en el poco número de frutos formados, el aborto del 80% de frutos. El corte de la hoja, la predación de flores y la poca eficiencia en el vertimiento de polen, pueden ser las principales causas de la baja eficiencia.

Palabras claves: Arecaceae, eficiencia reproductiva, melitofilia.

Introducción

La estrategia reproductiva de una especie comprende un conjunto de procesos asociados a la producción de descendencia (Barrett & Eckert, 1990). La viabilidad de las poblaciones de la mayoría de las plantas es asegurada, en última instancia, por la producción de semillas, y producir semilla requiere de la polinización eficiente (Proctor *et al.*, 1996). En la mayoría de los casos, polinizaciones eficientes conllevan al éxito reproductivo de los individuos y el flujo de genes eficiente entre poblaciones. Sin embargo, en muchas de las especies de angiospermas el éxito reproductivo es bajo, ya que se producen menos frutos del total de flores que se forman (Stephenson, 1981; Sutherland, 1986; Hermanutz *et al.*, 1998).

Sabal es un género de palmas solitarias y hermafroditas de hasta 25 metros de altura (Galeano & Bernal, 2010). Conformado por 16 especies distribuidas desde el sureste de Estados Unidos y el noroeste de México, hasta Colombia y las Antillas (Zona, 1990; Henderson *et al.*, 1995, Galeano & Bernal, 2010).

A pesar de su abundancia, su uso y a su relativa accesibilidad, las especies de palmas del género *Sabal* han sido ignoradas en investigación sobre aspectos de biología reproductiva. Hasta la fecha sólo se han reportado trabajos en el tema para tres de las dieciséis especies del género (Henderson, 2002). Los aportes hasta el momento, se deben a



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Fondo para la Biodiversidad y Áreas Protegidas

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

trabajos realizados por Brown (1976a) sobre *S. palmetto*; Ramp (1989) en *S. minor* y Zona (1989) en *S. etonia*.

La palma Amarga (*Sabal mauritiiformis* (H. Karst) Griseb. & H.Wendl.) es la única palma del género que se encuentra en Colombia (Galeano & Bernal, 2010), donde es frecuente encontrarla creciendo en vegetación natural, en potreros y principalmente como asociada a agroecosistemas, debido a que las palmas son dejadas principalmente por el amplio uso que se hace de las hojas y del potencial económico que representa su comercio (Zona 1990, Gómez & Brieva, 2008). La palma amarga es importante económicamente debido al uso y comercio que se hace de las hojas para techar construcciones típicas de la región (Pérez & Rebollar, 2003).

Las hojas de palma amarga es uno de los recursos forestales no maderables más ampliamente utilizado en la región Caribe colombiana, es utilizada para la construcción de techos de viviendas típicas y turísticas; además se utilizan las estipes como postes, canales, cercados, alimento y medicina (Gómez y Brieva, 2008). En la región sus hojas se comercializan en una unidad denominada el jornal, el cual consiste en 200 hojas que han sido secadas a sol abierto; éste adquiere un valor entre \$ 40.000 y 80.000 dependiendo al sitio de comercialización y el tiempo de cosecha según Gómez y Brieva (2008). Así mismo, estos autores estimaron para seis municipios del departamento de Sucre, la comercialización de la hoja de esta palma genera recursos económicos anuales alrededor de los \$ 1.066.778.000 COP, recursos que principalmente benefician a las poblaciones rurales más pobres y vulnerables en este departamento.

Aunque es una palma que ha sido categorizada como no amenazada (Galeano & Bernal, 2010), los efectos antrópicos como fragmentación del bosque, potrerización y corte de la hoja pueden tener un efecto negativo sobre aspectos de su historia natural, como son eficiencia reproductiva, germinación de semillas, establecimiento y crecimiento de plántulas y juveniles, por lo que se hace necesario desarrollar formas de uso y manejo sostenible de



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

esta palma y para tal fin es prioritario conocer aspectos de su historia natural entre los que sobresalen las estrategias de reproducción.

En este contexto, el objetivo del trabajo fue describir las estrategias de reproducción de la palma *S. mauritiiformis*, en la Costa Caribe de Colombia contemplando aspectos como la fenología temporal de la floración, la biología floral y el sistema reproductivo, los visitantes florales y las especies importantes como polinizadores, para conocer el éxito reproductivo en la zona de estudio.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en un agroecosistema en la vereda Sabanas del Potrero, noroeste del municipio de Sincelejo, departamento de Sucre-Costa Caribe de Colombia (Figura 1), localizado en 9°19' latitud norte y a 76°27' de longitud Oeste, a 212 metros sobre el nivel del mar.

La zona se caracteriza por presentar un promedio anual de precipitación de 1234 mm, la humedad relativa de 77% y una temperatura media anual de 27°C (IDEAM, 2015). El régimen de lluvia es bimodal, al corto período de lluvias del primer semestre, le sigue un breve período seco en los meses de junio y julio; en el segundo semestre del año se presenta la mayor cantidad de precipitación pluvial (IGAC, 1969). El área se encuentra dentro de una zona de vida bosque *seco tropical* (bs-T), según en el sistema Holdridge (1972) y según la clasificación propuesta por Hernández (1990), corresponde al zonobioma Tropical Alterhídrico que se desarrolla en tierras baja, presenta un alto grado de intervención, debido a la potrerización de los predios para usos de la ganadería y la agricultura.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

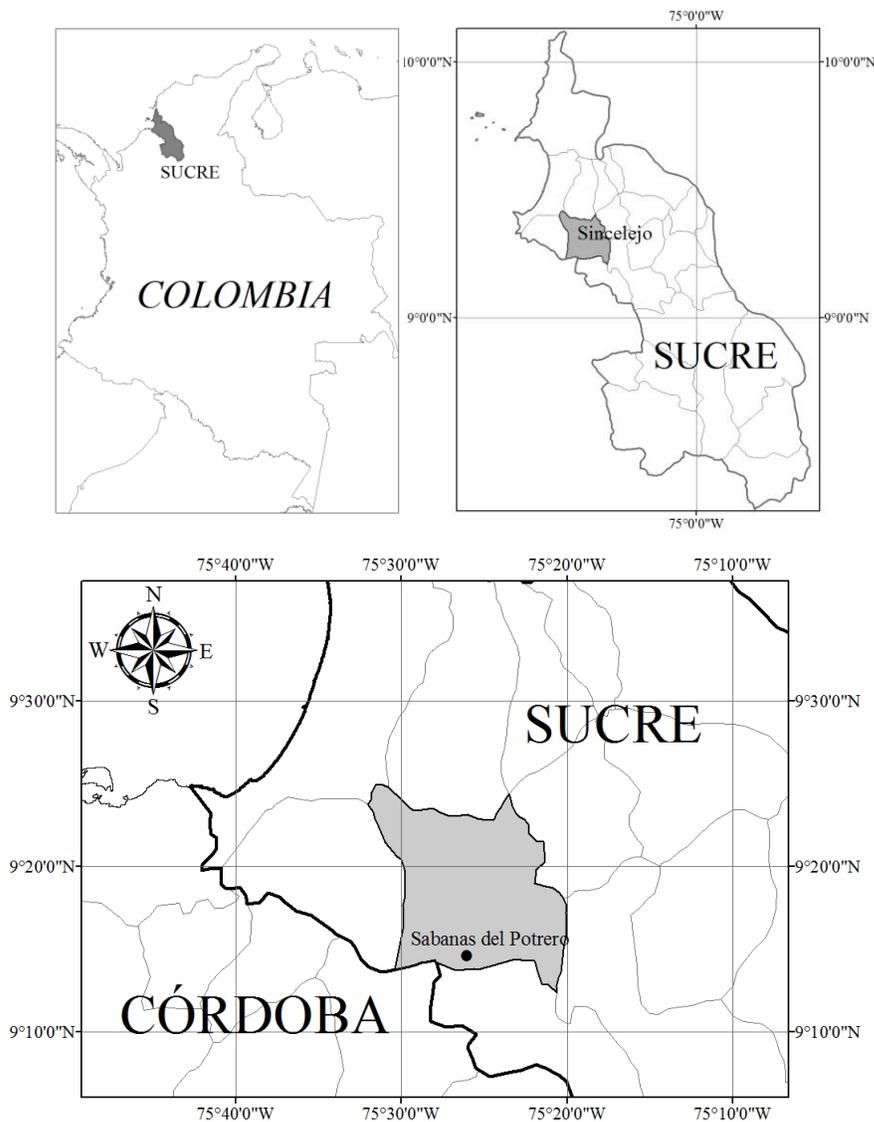


Figura 1. Ubicación del área estudio donde se siguió una población de *Sabal mauritiiformis*

Especie estudiada. *Sabal mauritiiformis* (Karsten) Grisebach & H. Wendland, conocida en Colombia como palma amarga, se distribuye desde el sur de México, Belice y Guatemala, Panamá, y las costas norte de Colombia y Venezuela, y en Trinidad. Crece



Ejecutado por:



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

en zonas con alturas que van desde 0 hasta 400 metros (Zona 1990; Henderson *et al.*, 1995). En Colombia se encuentra en las tierras bajas del Caribe, desde el Darién, hasta el sur de la Guajira y por el sur a través del centro de Córdoba (alrededores de Planeta Rica), hasta el centro de Bolívar y Cesar. Hay también poblaciones aisladas y muy pequeñas en el valle del Cauca (entre Andalucía y Buga), en el Alto Magdalena en Cundinamarca y Tolima (Galeano & Bernal, 2010). En el Departamento de Sucre es una de las palmas más abundantes, pero las poblaciones están restringidas a potreros de propiedad privada en las que es posible encontrar pocos individuos hasta poblaciones de más de 1300 individuos reproductivos por hectárea (Brieva *et al.*, 2008).

Métodos

Fenología de la población. El estudio se realizó durante 24 meses consecutivos, entre enero de 2013 y diciembre de 2014; en este periodo se realizaron observaciones cada quince días; para determinar el ritmo anual de floración a nivel de la población. Se marcaron y numeraron 1400 individuos adultos reproductivos. Se registraron las inflorescencias por palma que emergieron y florecieron y el número de individuo por cada mes. Para acceder a las inflorescencias, se realizaron observaciones desde el suelo utilizando binoculares (Vitacom Zoom MC 10-50 x 30), y se utilizaron escaleras de madera de 10 metros, o se construyeron andamios para observaciones permanentes y se utilizaron arneses y demás equipo de ascenso para llegar a las inflorescencias más altas.

Morfología y desarrollo de inflorescencias. Los caracteres morfológicos (vegetativos y reproductivos) se describieron de ejemplares vivos. Para 22 Inflorescencias se midió su longitud, se contó el número de raquillas por inflorescencia, el número de flores por raquilla y se estimó el número total de flores por inflorescencia. Se contó el número de granos de polen por antera y se estimó el número total de grano por flor y por inflorescencia.

Se determinó el desarrollo de 153 inflorescencias sobre 62 individuos. En estos individuos se marcaron y se enumeraron las inflorescencias presentes. Con intervalos de



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

ocho días se visitaron las palmas marcadas. Para cada inflorescencia se registró el tiempo de aparición y duración de cada fase de desarrollo desde la aparición del prófalo hasta la formación de frutos maduros.

Biología floral. Se estableció la hora de apertura de 6820 botones florales en 110 inflorescencias correspondientes a 35 individuos. En las flores que entraron en antesis se registró la hora de apertura del botón, el patrón de floración, la receptividad estigmática, la presentación del polen. La receptividad estigmática se evaluó mediante cambios de coloración, presencia de exudados, y de polinizaciones controladas las cuales se realizaron desde el momento mismo de la antesis floral con intervalos de cuatro horas y hasta 60 horas pasada la apertura. Se realizaron pruebas con Perex test Merck (Dafni, 1992) el cual indica la presencia de peróxido de hidrógeno (H_2O_2) sobre el estigma, siendo medido por una escala de colores (Kearns & Inouye, 1993).

La presentación de polen se evaluó mediante observaciones directas y pruebas de germinación. Para la prueba de germinación se siguieron las modificaciones de Núñez *et al.* (2005) al método propuesto por Dafni (1992). Se evaluó la germinación del polen cada 4 horas, desde flores en botón hasta 60 horas pasada la dehiscencia de las anteras.

Sistema reproductivo. Para determinar el sistema reproductivo de *S. mauritiiformis*, se realizaron polinizaciones controladas, se evaluó el grado de incompatibilidad genética, se aislaron flores y se compararon los resultados con polinizaciones hechas por vectores naturales (polinización abierta). Las pruebas estuvieron divididas en seis tratamientos autogamia (AU), alogamia (AL), apomixis (AP), autoincompatibilidad (ACa, ACb y ACc) y polinización abierta (PA). Se aislaron con malla sintética 100 flores por individuo (N=5) para cada uno de los tratamientos. Se emasculó cuando fue necesario previo a la antesis masculina. Para el ensayo de autoincompatibilidad se realizaron polinizaciones con polen viable proveniente de tres fuentes, así: polen de la misma flor (ACa), polen distinta flor pero de la misma inflorescencia (ACb), y polen de diferente inflorescencia pero del mismo individuo (ACc). En todos los casos las flores permanecieron aisladas con malla sintética



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

al menos 30 días. Posteriormente, para la respectiva evaluación de los resultados, se registró el número de frutos formados. Se analizaron estadísticamente los tratamientos, evaluando primero si existen diferencias significativas entre los tratamientos, mediante un análisis de varianza. Luego, con una prueba de comparaciones múltiples no paramétricas (Prueba de Friedman), se evaluó entre los tratamientos si existen diferencias significativas entre ellos. La tasa de autoincompatibilidad se evaluó mediante el índice propuesto por Zapata y Arroyo (1978) citado en Dafni (1992); para nuestro caso como se trataron tres grupos de autogamia, se utiliza el promedio entre ellos.

Eficiencia reproductiva. La eficiencia reproductiva natural o aborto de unidades reproductivas se consideró a tres niveles, el número de flores por inflorescencia, el número de frutos por infrutescencia y el número de flores no desarrolladas o abortos. Se escogieron al azar 21 inflorescencias de 21 individuos independientes, se marcaron y se dejó que ocurriera el proceso reproductivo sin ninguna intervención. Comprobada la maduración de los frutos y previo al inicio de la dehiscencia se colectaron las infrutescencias y se procedió a contar frutos formados y abortos a partir de las cicatrices dejadas por cada flor en la raquilla, el número de flores se calculó a partir de la suma de frutos formados y abortos. La producción de frutos se obtuvo dividiendo los valores promedios de frutos por infrutescencia y flores por inflorescencia (relación fruto/flor).

Visitantes florales y polinizadores. Registramos la composición de visitantes florales de *S. mauritiformis* en 32 inflorescencias, realizando observaciones y colectas cada mes durante el periodo de floración. Las colectas se realizaron embolsando y agitando la inflorescencia para lograr que los insectos cayeran dentro de la bolsa. Para cada uno de los visitantes evaluamos: Frecuencia, abundancia y eficiencia. **Abundancias.** Las abundancias relativas las calculamos como la suma de las abundancias parciales de cada colecta. Categorizamos cada una de las especies de visitantes como **muy abundantes** ***, cuando su número sobrepasaba los 450 individuos. **Abundantes**** cuando las especies presentaban abundancias entre 100 y 450 individuos, **raras*** cuando las especies presentaban entre 5- 20 individuos. **Esporádicos** +, cuando las especies



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

presentaban 1-4 individuos. **Ausentes** – cuando los visitantes no fueron encontrados en alguna de las fases. **Frecuencia.** La frecuencia expresada en porcentaje, se calculó dividiendo el número de palmas en el que cada especie de visitante fue observado sobre el número total de plantas estudiadas ($n = 32$). De acuerdo a lo anterior, se clasificó a los visitantes florales en cuatro categorías, especies muy frecuentes (FR) presentes en más del 75% de las colectas; especies accesorias (AC) presentes entre el 55 y 65% de las colectas; especies ocasionales (OC) presentes entre el 35 y 45% y las especies esporádicas (ES) presentes en menos del 25 % de las colectas (Núñez y Rojas, 2008).

El papel de los visitantes como polinizadores lo evaluamos calculando y comparando la importancia relativa de cada insecto en el flujo de polen que realiza en cada palma, para ello calculamos el índice de valor de importancia de los polinizadores (IVIP) asociados a palmas, el cual evalúa la capacidad de transporte de polen, eficiencia y fidelidad de cada insecto detalle de metodología en Núñez & Rojas (2008).

Resultados

Morfología. *S. mauritiiformis* es una palma de tallo delgado que alcanza alturas desde 1.4 hasta 21 m de altura (9.7 ± 4.14 DS), los individuos presenta en promedio 12.45 (± 1.59 DS) hojas después de 11 meses de ser cosechadas, lo cual es anual y consecutivo; cosechándoles hasta el 78,14% de sus hojas. Las inflorescencias son interfoliarias, paniculadas, con raquillas que se encuentran repetidamente bifurcadas en ramas de cero hasta quinto orden (Figura 2) y con una longitud promedio de 2.5 metros (± 0.40 DS, $n = 22$). Cada inflorescencia presenta en promedio 18 raquillas de primer orden (± 2.68 DS, $n = 22$); cada una de estas raquillas presenta en promedio 8302.32 flores hermafroditas solitarias (± 4716.9 DS, $n = 22$) y una inflorescencia puede presentar en promedio 81 778.23 ($\pm 41 991.54$ DS, flores, $n = 22$ inflorescencias) (Tabla 1). Las inflorescencias son ascendentes al inicio de la floración, pero descendentes cuando presentan los frutos. Los frutos son esféricos a ovoides, tienen un diámetro de 8.8 a 11 mm y 8.5 a 11 mm; son de color café cuando alcanzan la madurez y tienen una sola semilla la cuál es esférica ovalada.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

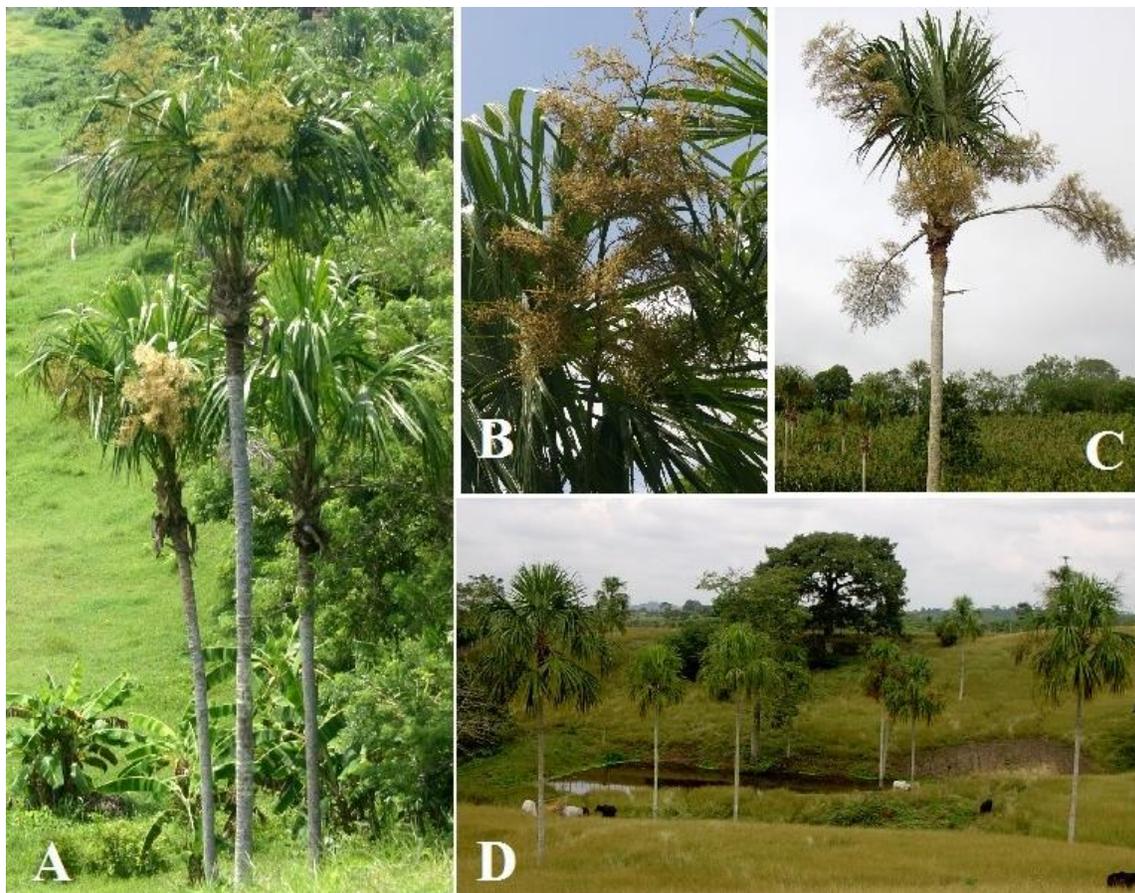


Figura 2. Habito de crecimiento y estructuras reproductivas de *Sabal mauritiiformis*. A. Habito de crecimiento, B -C. Inflorescencia interfoliares, D. *S. mauritiiformis* en zonas de potreros.

Tabla 1. Características morfológicas vegetativos y reproductivos de *S. mauritiiformis*. (N) representa el número de individuos, inflorescencia o estructura donde se realizó la medición; X, representa la media y SD la desviación estándar de estos valores.

Carácter	<i>S. mauritiiformis</i>	
	(N)	X ± SD



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Forma de crecimiento	Tallo solitario		
Número de hojas por tallo	(110)	12.45	1.59
Altura de inflorescencia	(110)	9.73	4.14
Inflorescencias/ tallo	(110)	5.27	1.89
Longitud del Raquis	(22)	2.55	0.40
Longitud raquillas	(22)	49.7	8.18
Raquillas de 1° orden /inflorescencia	(48)	18.41	2.68
Flores / raquila	(22)	8302.32	4716.9
Flores / inflorescencias	(22)	81 778.23	41 991.54
Tamaño flor femenina (mm)	(50)	4.01	0.33
Polinización	Diurna		

Desarrollo de la inflorescencia. En una inflorescencia de *S. mauritiiformis* se observaron cinco fases de desarrollo las cuales experimentan notorios cambios morfológicos (Figura 3). 1. Fase de elongación del prófalo (etapa transcurrida desde la aparición del prófalo hasta su total alargamiento). 2. Salida de raquillas (momento en que aparecen las ramificaciones de la inflorescencia), 3. Exposición de botones florales, 4. Fase de antesis o floración (se da la apertura de los botones florales, período reproductivo), 5. Producción de frutos.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe



Ejecutado por:



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Figura 3. Fases de desarrollo de una inflorescencia de *S. mauritiiformis*. A. Elongación del prófalo. B. Salida de las raquillas. C- D. Exposición de botones florales. F-H. Fase de antesis o floración. I. Infrutescencia con frutos maduros.

La duración de cada fase permite establecer que el desarrollo normal de una inflorescencia hasta la formación de frutos, puede tardar entre 4 -5 meses (Tabla 2).

Tabla2. Tiempos de duración de cada una de las fases de desarrollo que ocurre en una inflorescencia de *S. mauritiiformis*. X = media, \pm DS = Desviación estándar, rango en días, n = número de inflorescencias seguidas.

Fase de desarrollo de la inflorescencia.	X \pm DS (días)	Rango (días)	N
1. Elongación del prófalo.	31.13 \pm 5.90	20 – 48	45
2. Salida de raquillas	16.54 \pm 3.64	14 – 31	106
3. Exposición de botones florales	20.83 \pm 5.14	13 – 32	106
4. Antesis	13,478 \pm 2,32	9 – 20	23
5. Producción de frutos	63.60 \pm 7.69	40 – 78	45

Fenología de la floración en la población. A nivel poblacional, la floración de *S. mauritiiformis*, empieza a finales del mes de mayo, extendiéndose hasta los meses de octubre y noviembre. Se presenta un pico de floración entre los meses de junio y agosto (Figura 4), período durante el cual cerca del 85 % de los individuos presentan por lo menos una inflorescencia en antesis. Sin embargo, para los meses entre septiembre y noviembre solo florece alrededor del 13.8% de los individuos se encuentran en antesis; disminuyendo así considerablemente la floración a nivel poblacional. Para el resto de los meses (enero- abril), sólo se encuentran esporádicamente individuos en antesis. Durante



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA

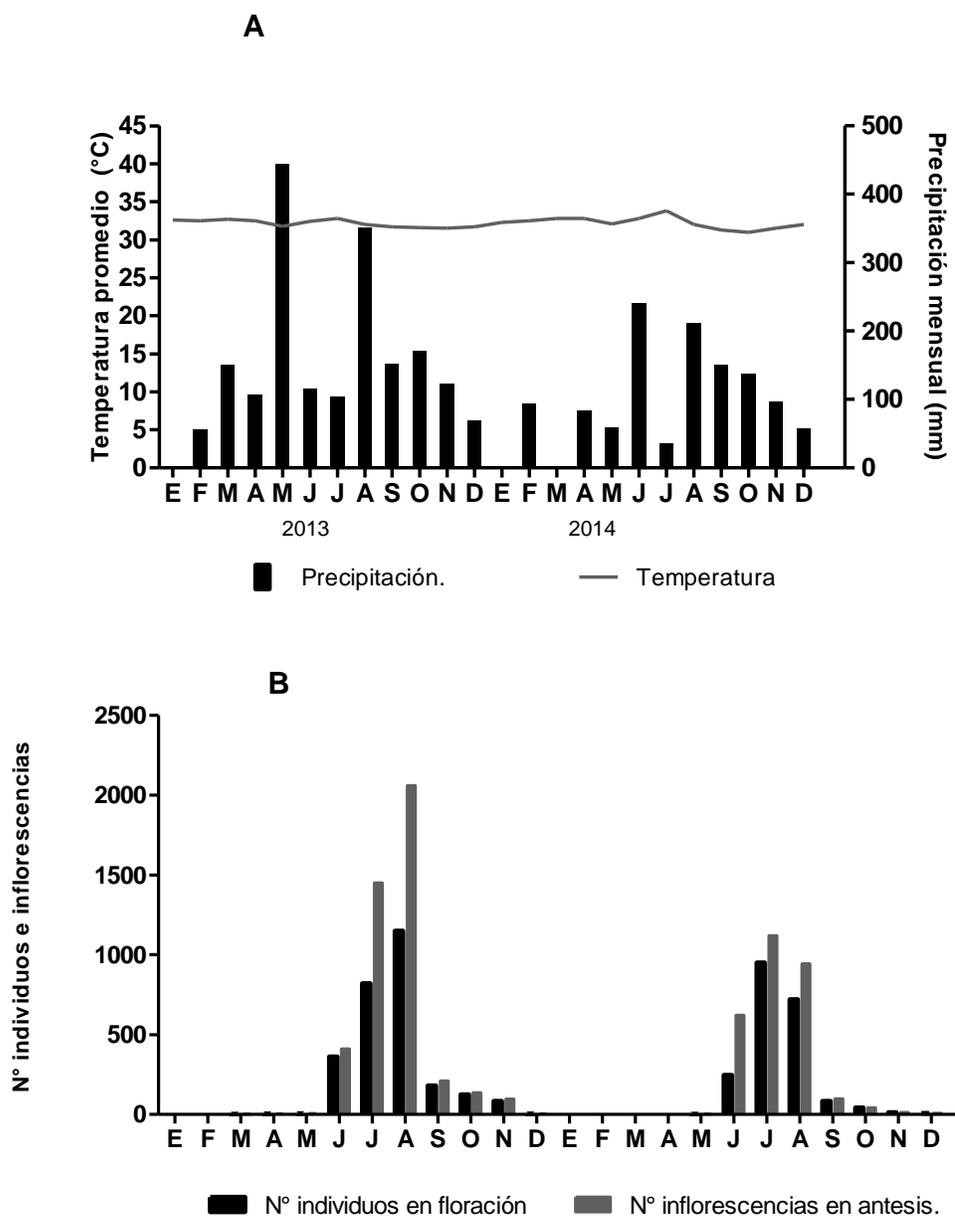


MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

el mes de mayo, se pueden encontrar pocos individuos en antesis; sin embargo, en este mes comienzan aparecer nuevamente el prófiro sobre muchos individuos, comenzando a emerger entre las axilas de las hojas; indicando un nuevo ciclo reproductivo para la población.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Figura 4. A. Precipitación promedio mensual (mm) y temperatura promedio mensual (°T).
B. Producción mensual del número de individuo e inflorescencias en antesis de *S. mauritiiformis*.

Biología floral. Un individuo de *S. mauritiiformis* en estado reproductivo puede presentar entre 1 y 9 inflorescencias; las cuales pueden estar en distintos grados de desarrollo, y por lo tanto entrar en antesis alternativamente y en algunos casos se pueden encontrar dos o más inflorescencias simultáneamente en antesis sobre el mismo individuo. La duración de un individuo en floración va a depender del número de inflorescencias, una inflorescencia permanece en floración en promedio 16 días, y al octavo día, puede alcanzar el pico de floración con un 21% de sus flores en antesis para ese día.

La apertura de las flores inicia en las horas de la madrugada entre 01:00 y 04:00 h. (± 0.402 DS, $n = 6820$ botones florales), es progresiva y en sentido acropétala. La exposición del polen ocurre entre 06:30 y las 07:30; cuando amaneció lloviendo este evento se retrasó hacia las 09:00 (Figura 5 A- D).

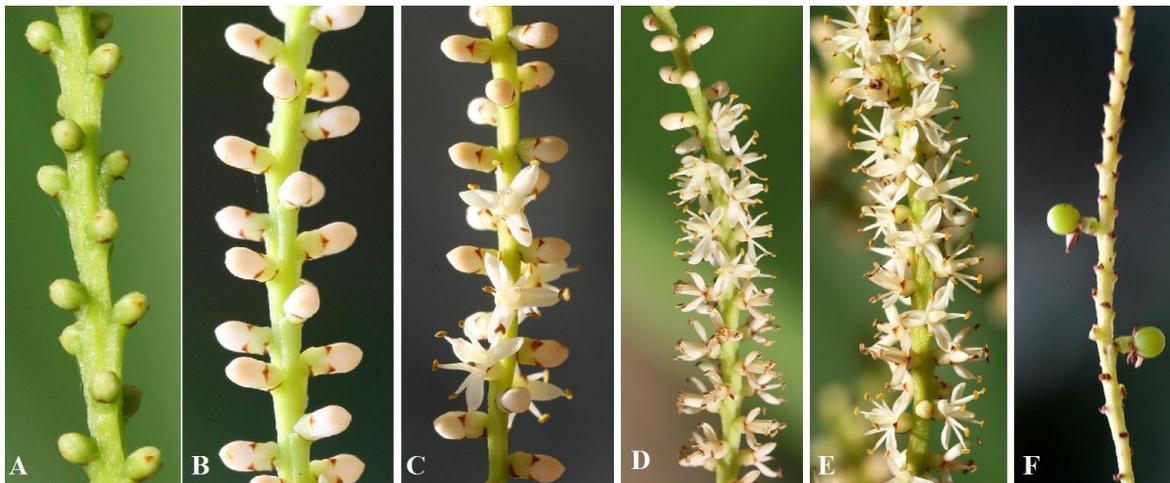


Figura 5. Yemas, flores y frutos de *S. mauritiiformis* en diferentes grados de formación. A. Yemas en formación. B. Yemas pre-antesis. C- E. Antesis floral para algunas yemas en la raquila. F. Frutos en desarrollo.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Los estigmas a la hora de la apertura floral, son secos y de color blanco verdoso y permanecieron así las primeras 8 horas post-antesis, es decir, hacia las 09:00. Después de este tiempo, se observa que la superficie estigmática se encuentra humedecida por gotas de secreción (exudados), y son de color blanco. La prueba con peróxido de hidrogeno corroboró las anteriores observaciones; debido a que desde ésta hora, al momento de aplicar la gota de peróxido dio prueba positiva de receptividad. Adicionalmente, el porcentaje de frutos formados entre las 10:00 y las 13:00 alcanzan un 72,7%; confirmando la receptividad estigmática para este periodo (Tabla 3).

Tabla.3 Porcentaje de frutos formados resultados de polinizaciones controladas a diferentes horas después de la apertura de botones florales

Hora de polinización	Nº de flores tratadas	Frutos formados	% de frutos formados
02:00 -05:00	140	5	1,057
05:10-07:00	269	25	5,285
07:10-09:00	266	40	8,457
09:10 -11:00	305	193	40,8
11:10-13:00	240	151	31,92
13:10 - 15:00	240	26	5,497
15:10 - 18:10	240	33	6,977

Sistema reproductivo. *S. mauritiiformis* es una palma predominantemente xenógamica, pero en su mayor parte autogama; el número de frutos formados por alogamia (78.6%) fue significativamente mayor que el de los formados por Autogamia (10.0%) y Geitonogamia (11.7%) ($T^2= 31.58$, $p < 0.0001$). No se presentó producción de frutos por apomixis (0,0%) (Tabla 4).



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Fondo para la Biodiversidad y Áreas Protegidas

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Tabla 4. Evaluación del sistema reproductivo en *S. mauritiiformis*. Prueba de Friedman, las letras distintas indican diferencias significativas entre la categoría estadística a la que pertenecen.

Tratamiento/ Nombre	Nº de Flores Tratadas	Nº de frutos producidos	% flores/ frutos producidos	Valor de significancia (P < 0.0001) T ² = 31.58
Autogamia (ACa)	500	50	10	A
Autocompatibilidad geitonogamia (ACb)	500	48	9.6	AB
Autocompatibilidad geitonogamia (ACc)	500	69	13.8	ABC
Apomixis (Ap)	500	0	0	D
Alogamia (Alo)	500	393	78.6	E
Polinización controlada (PC)	500	238	47.6	F

El índice para evaluar tasa de autocompatibilidad fue de 0.14, por lo cual se considera que es en su mayor parte autoincompatible. Aunque *S. mauritiiformis* posee flores hermafroditas las cuales presentan dicogamia moderadamente protandra, debido a que existe un corto período en donde la liberación del polen coincide con la exposición de estigmas receptivos; por lo cual la autogamia en condición natural y artificial puede ocurrir. También se puede presentar geitonogamia, debido a que sobre un mismo individuo pueden entrar en antesis dos o más inflorescencias simultáneamente.

Eficiencia reproductiva. El número promedio de flores producidas por inflorescencia en *S. mauritiiformis* fue de $81\ 778.23 \pm 41\ 991.54$ (rango 8230 -142 227, n=21) de las cuales en promedio 5767.45 ± 4094.55 (rango 343-9850, n=21) se convirtieron en frutos que



Ejecutado por:



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

alcanzaron la madurez (Figura 6). La eficiencia reproductiva relativa o proporción de frutos formados por inflorescencia fue 6.9%, lo cual indica una muy baja eficiencia reproductiva en la especie, sin embargo las pocas semillas que se forman presentan una viabilidad que alcanza el 76%.

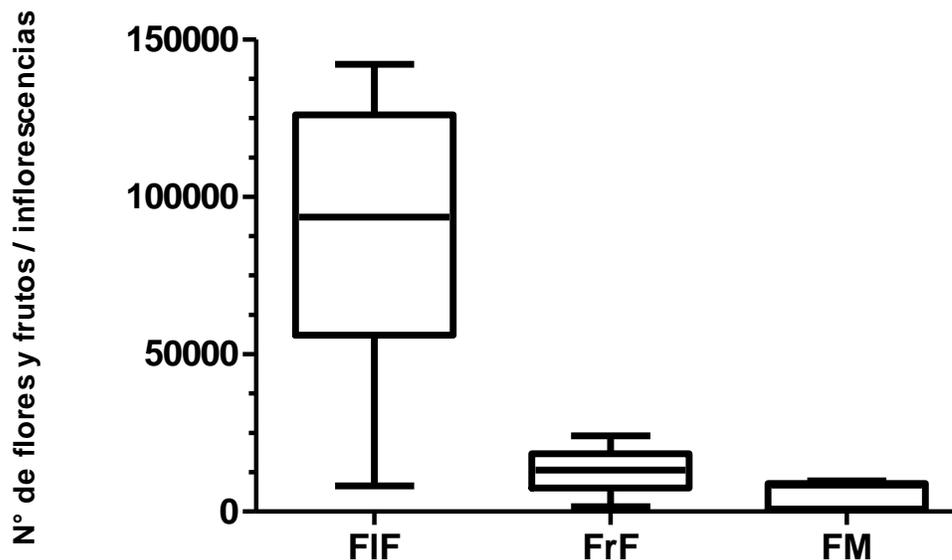


Figura 6. Eficiencia reproductiva de *S. mauritiiformis* a partir de la relación flores formadas (FIF), frutos formados (FrF) y frutos maduros (FM).

Visitantes florales y polinizadores: Las inflorescencias de *S. mauritiiformis* fueron visitadas en promedio por 65 especies de insectos y 10 especies de arácnidos (Tabla 5), las cuales presentaron diferencias en abundancias y comportamiento. Los insectos visitantes pertenece a siete órdenes, siendo Coleóptera el más abundante con 28 (37%) especies de visitantes, seguido por el orden Himenóptera con 24 (32%), Heteróptera con 4 (5.3%), Díptera 5 (9%) Lepidóptera con 2 (2.6%), Homóptera y Dermáptera ambos con 1 especie de visitantes (1.3%) (Figura 7).



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Tabla 5. Visitantes florales de *S. mauritiiformis*. Abundancias indicadas como *** muy abundantes (≥ 500 individuos); **abundantes (20-500), *raro (5- 20), + esporádicos (1-5) y – ausente (0). Fase (indica si el visitante se encuentra en la fase femenina (f), fase masculina (m) o ambas (a). Frecuencia indicada como Poco frecuente (PF), Frecuente (F) y Muy frecuente (MF). Polinizadores principales con alta eficiencia (Pae), polinizadores secundarios con baja eficiencia (Bae) y polinizadores ocasionales (Poc) y Sin participación en la polinización (Nop).

	abundancia	frecuencia	m	IVIP
ORDEN				
FAMILIA/Géneros				
COLEOPTERA				
ANOBIIDAE				
Gn 1, sp1	**	F	a	Poc
Gn 1, sp2	**	F	a	Poc
NITIDULIDAE				
<i>Mystrops sp 1</i>	***	MF	a	Bae
BRUCHIDAE				
<i>Caryobruchus gletsyia</i>	**	F	a	Nop
<i>Caryedon sp. 1</i>	*	PF	f	Nop
CARABIDAE				
Lebinii				
<i>Lebia sp 1</i>	*	PF	f	Nop
CURCULIONIDAE				
Acalyptinae				
<i>Phyllotrox sp. 35</i>	***	MF	a	Bae
<i>Phytotribus romanzofione</i>	**	PF	a	POP
<i>Derelomus sp. 1</i>	*	F	a	POP
Baridinae				
Baridinae Gen 4, sp. 1	***	MF	a	POP



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Fondo para la Biodiversidad y Áreas Protegidas

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Baridinae Gen 4, sp. 2	-	-	m	POM
<i>Parisoschoenus cf expositus</i>	-	-	m	HER
<i>Parisoschoenus maritimus</i>	-	-	a	HER
<i>Sitophilus sp 1</i>	*	*	a	POP
CHRYSOMELIDAE				
Alticinae				
<i>Longitarsus sp. 1</i>	*	+	m	POP
<i>Longitarsus sp. 2</i>	-	-	a	POP
Gen 2, sp. 1	-	-	a	HER
Crptocephalinae				
<i>Sphaeropsis sp. 1</i>	*	+	a	POP
Galerucinae	-	-		HER
<i>Monolepta sp. 1</i>	*	+	-	HER
<i>Monolepta sp. 2</i>	-	-	-	HER
<i>Monolepta sp. 3</i>	-	-	-	HER
Gen 2, sp. 1	-	-	-	SAP
Gen 2, sp. 2	-	-	-	SAP
sp.1	-	-	-	HER
PHALACRADIDAE				
sp.1	-	*	-	HER
SCOLYTIDAE				
sp.1	-	-	-	HER
SILVANNIDAE				
<i>Silvanus sp.1</i>	*	*	-	HER
CLERIDAE				
sp.1	*	-	-	HER
HYMENOPTERA				
APIDAE				



Ejecutado por:



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Fondo para la Biodiversidad y Áreas Protegidas

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

<i>Apis mellifera scutellata</i>	+	-	-	POP
Meliponinae				
<i>Nannotrigona mellari</i>	***	***	a	Pae
<i>Scaptotrigona</i> sp. 1	***	***	a	Pae
<i>Oxytrigona daemoniaca</i>	**	*	a	POP
<i>Oxytrigona mellicolor</i>	**	*	a	POP
<i>Partamona</i> sp. 1	*	+	+	POP
<i>Partamona</i> sp. 2	+	-	-	POP
<i>Plebeia</i> aff. <i>Tímida</i>	*	*	a	POP
<i>Plebeia</i> sp. 1	+	-	a	POP
<i>Plebeia</i> sp. 2	+	-	a	POP
<i>Plebeia</i> sp. 3	+	-	a	POP
<i>Trigonisca</i> sp. 1	-	-	+	POP
<i>Trigona amalthea</i>				
HALICTIDAE				
<i>Habralictus</i> sp	+	-	-	POP
<i>Lasioglossum</i> sp	-	-	-	POP
FORMICIDAE				
<i>Ectatamma tuberculatum</i>	+	-	+	PRE
<i>Camponotus</i> sp	+	-	-	PRE
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	+	-	+	PRE
<i>Pseudomyrmex</i> sp. 2	+	-	-	PRE
<i>Gogmptogenys</i> sp. 1	+	-	-	PRE
<i>Pachycondyla</i> sp. 1	-	-	-	PRE
Sin identificar Gen 1, sp. 1	-	-	-	PRE
VESPIDAE				
<i>Protopolybia acustiscustis</i>	*	+	*	HER
<i>Polybia</i> sp. 1	*	+	-	HER



Ejecutado por:



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Fondo para la Biodiversidad y Áreas Protegidas

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

DIPTERA				
DROSOPHILIDAE				
<i>Drosophila</i> sp. 1	*	+	*	HER
CALLIPHORIDAE				
sp. 1	+	-	-	HER
sp. 2	-	-	-	HER
CERATOPOGONIDAE				
sp. 1	+	-	-	SAP
PHORIDAE				HER
<i>Pericyclocera</i> sp. 1	+	-	+	HER
HETEROPTERA				
ANTHOCORIDAE				
<i>Xylocaris</i> sp.1	*	-	+	PRE
MIRIDAE				
sp.1	-	-	*	HER
LYGAEIDAE				
<i>Oncopeltus cingulifer</i>	*	-	a	HER
PENTATOMIDAE				
<i>Oebalus</i> sp.	*	-	a	HER
HOMOPTERA				
CICADOIDEA				
sp. 1	**	F	a	HER
DERMAPTERA				
CARCINOPHORIDAE				
<i>Euborellia</i> sp.1	+	-	-	PRE
LEPIDOPTERA				
Gen 1, sp. 1	+	-	-	Nop
Gen 2, sp. 2	+	-	-	Nop



Ejecutado por:



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Fondo para la Biodiversidad y Áreas Protegidas

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

ARACNIDA				
THOMISIDAE				
<i>Diaea</i> sp. 1	+	-	-	PRE
<i>Diaea</i> sp. 2	-	-	+	PRE
<i>Diaea</i> sp. 3	+	-	-	PRE
<i>Diaea</i> sp. 4	+	-	-	PRE
<i>Misumena</i> sp. 1	-	+	-	PRE
Gen 3, sp. 1	-	-	-	PRE
Gen 3, sp. 2	-	-	-	PRE
SALTICIDAE				
Gen 1, sp. 1	+	-	-	PRE
Gen 1, sp. 2	+		+	PRE
Gen 1, sp. 3	-	-	+	PRE



Ejecutado por:



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe



Figura 7. Visitantes florales de *S. mauritiiformis* en la Costa Caribe de Colombia.

Las abundancias de los visitantes de las inflorescencias de *S. mauritiiformis*, se caracterizó por tener una alta diversidad de visitantes pero pocas especies muy abundantes y la gran mayoría de las especies con pocos individuos. En promedio una



Ejecutado por:



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

inflorescencia fue visitada por 1359 (\pm 460 DS, n = 32) insectos.

La llegada de los visitantes a las inflorescencias de *S. mauritiiformis*, ocurre antes de entrar en anthesis de los primeros botones florales; varias especies de insectos llegan en busca de sitios de ovoposición, los cuales posteriormente se convertirán en los sitios donde se desarrollarán sus larvas. En este grupo se encuentran Homóptera (sp. 1), y las especies de polillas nocturnas (sp.1 y sp.2 Lepidóptera) y ***Caryobruchus gletsia*** (Bruchidae: Coleóptera); entre todas las larvas de estos insectos devoran ca. 72 % de las flores en una inflorescencia.

El orden Coleóptera fue el de mayor diversidad; aunque varias especies de estas fueron ocasionales, algunos fueron observados con frecuencia y estuvieron presentes durante todo el periodo de muestreo; entre ellos los más importantes se encuentran *Phyllotrox* sp. 35 y *Mystrops* sp. 1. Estos tuvieron un comportamiento en el cual, primero llegaban a las anteras a consumir polen, luego subían por el tubo del pistilo hasta la superficie estigmática a succionar el exudado; muy probablemente depositando granos de polen sobre esta superficie; por lo tanto podrían jugar un papel secundario en la polinización de *S. mauritiiformis*.

El resto de visitantes se podrían considerar como ocasionales y que acceden a los recursos ofrecidos por las inflorescencias entre ellos como cazadores (Aracnida), otros fueron atraídos por aromas y néctar (Diptera), y las abejas Melliponini que tuvieron un comportamiento y abundancias relacionadas con la biología floral.

Las abejas de la tribu Meliponini fueron los más abundantes hasta con 450 individuos por inflorescencias. La actividad de este grupo de abejas, en general, inicia a tempranas horas de la mañana, desde las 07:00 cuando empiezan a llegar desde pocos individuos que no alcanzan a superar los 20. Al pasar las primeras horas comienzan a aumentar considerablemente tanto en número como en actividad (Figura 8); ellas inician el forrajeo y colectan polen cargándolo en sus corbículas, y colocan de paso gran cantidad de polen



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

sobre los estigmas humedecidos, al punto en que estos últimos se tornan de color amarillo, característico del polen. Este comportamiento y sus tasas de cargas de polen, permiten concluir que estas abejas principalmente *Scaptotrigona* sp. 1 y *Nannotrigona mellaria* (Smith, 1862) (Apidae: Meliponini) son las más importantes en la polinización de *S. mauritiiformis*.

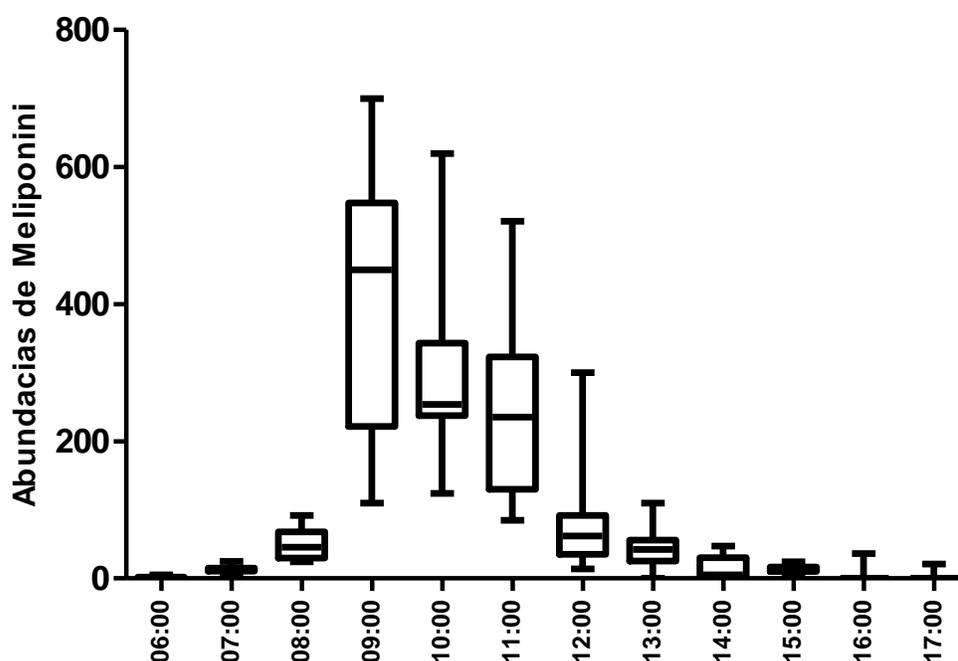


Figura 8: Abundancias de abejas Meliponini.

DISCUSIÓN

En términos generales los resultados de este estudio indican que *S. mauritiiformis* sigue un patrón reproductivo muy particular que se caracteriza por ser una palma que florece entre mayo y noviembre con un pico entre junio y agosto presentando un patrón de floración de tipo anual según (Newstrom *et al.*, 1994); con inflorescencias de gran tamaño



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

que florecen de manera asincrónica en cada individuo; con flores pequeñas y hermafroditas. Presenta un sistema reproductivo que indica que las flores son mayoritariamente autoincompatibles y con la posibilidad de autopolinización y geitonogamia pero con predominio de polinización alogama. Su floración es diurna y es visitada por gran cantidad de insectos a las inflorescencias, sin embargo sólo especies de abejas (Meliponini: Apidae), y con baja eficiencia reproductiva ya que tan sólo el 6,9 % de las flores se convierten en frutos con semillas viables.

Si bien la biología reproductiva y la polinización de *S. mauritiiformis* presenta características particulares, también presenta una serie de caracteres comparables a nivel floral, fenológicos y de visitantes, con otras especies del género *Sabal* (tabla 6), (Zona 1987; 1990; Brown 1976^a; Henderson, 2003). Estos caracteres han sido asociados a plantas polinizadas por abejas (síndrome melitófilia) e incluyen: inflorescencias ramificadas en varios ordenes, con períodos largos de antesis tanto a nivel individual como también poblacional, tiene flores que sobre las inflorescencias maduran de manera acropétala; poseen flores hermafroditas, simétricas con anteras pequeñas y recursos fácilmente accesibles tales como polen y néctar, y funcionales durante las horas del día cuando las abejas son más activas (Henderson 1986, 2003; Zona 1990; Faegri & Van Der Piel 1977; Kuchmeister et al. 1997; Proctor et al. 1996; Listabarth 1992, 2001; Silberbauer-Gottsberger 1990).

Tabla 6. Comparación de caracteres florales entre diferentes especies del género *Sabal*. SI: sin información reportada.

Carácter	<i>S. palmeto</i>	<i>Sabal etonia</i>	<i>Sabal minor</i>	<i>Sabal mauritiiformis</i>
Período de floración	Esporádica mente todo el año.	Mayo- julio	Abril- agosto	Esporádicamente todo el año.
Antesis floral	04:30- 05:00	02:40	06:00	02:00- 04:00



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Producción de aromas	05:00	05:00	06:00	05:00
Producción de néctar	05:00	07:20	06:00	05:00
Antesis estaminada	07:30	07:20	10:00	06:30
Antesis pistilada	05:00	07:00	06:00	10:00
Dicogamia	Protoginia	Protandra	Protoginia	Protandra
Maduración de flores sobre las inflorescencias	± Aleatoria con tendencia basipétala	Acropétala	± Aleatoria con tendencia basipétala	Acropétala
Polinización anemofilia	No	No	Si	Ocasional
Visitantes	Coleóptero, Díptero, himenóptero, Homóptero, Lepidóptero, Thysanoptero, Ortóptero	Coleóptero, Díptero, himenóptero, Homóptero, Lepidóptero, Thysanoptero, Ortóptero	Coleóptero, Díptero, himenóptero, Homóptero, Lepidóptero, Thysanoptero, Ortóptero	Coleóptero, Díptero, himenóptero, Homóptero, Lepidóptero, Thysanoptero, Ortóptero, Arácnida
Polinizadores	Apis mellifera Abeja Halictidae Avispas	Megachilidae Halictidae	Avispa Ampelopsis arborea	Trigonidae
Referencia	Brown,	Zona, 1987	Ramp, 1989	Este estudio



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

	1973; Brown, 1976			
--	----------------------	--	--	--

En cuanto al carácter reproductivo más importante que presentó *S. mauritiiformis* se puede destacar la intensidad y extensión de la floración. La intensidad evaluada a partir de la cantidad de inflorescencias y flores que produce la especie fue extremadamente alta en la zona de estudio, la población tiene alrededor de 1300 ha. individuos reproductivos y nuestro estudio muestra que cerca del 85% de las palmas produjeron inflorescencias durante el pico reproductivo, cada palma produce en promedio 5.27 inflorescencias, cada una con un promedio de 81 778.23 flores que pueden florecer de manera sincrónica como asincrónica; de esta manera, podemos estimar que para un día en pico de floración la población podría estar produciendo cerca de 95 244 651.13 de flores en un día por ha., esta característica en primera medida puede ser de importancia de la inversión energética de la palma en reproducción, sin embargo no todas las flores se convierten en frutos.

La extensión de la floración fue continua, facilitada por el alto número que florecen de manera sincronía en la población y del elevado número de inflorescencias que se desarrollan y florecen también asincrónicamente y que permite la presencia de alto número de flores durante la mayor parte del ciclo reproductivo. Aunque estudios recientes en palmas con metodologías de seguimientos de fenología reproductiva adecuadas muestran poca estacionalidad y floración continua (Henderson *et al.*, 2000; Scariot *et al.*, 1991; Núñez & Carreño, 2013), son pocos reportes de una especie que florezca con una intensidad como la encontrada aquí, en los casos reportados con floración continua generalmente hay un reemplazamiento de individuos por período y entre períodos reproductivos.

Considerando la alta producción de inflorescencias se esperaría también una alta diversidad y abundancia de visitantes florales, los resultados indican que si se presentó alta diversidad pero las abundancias no fueron muy altas. En cuanto a la diversidad de



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

visitantes se encontraron 75 especies (Tabla 5), este es un alto número de visitantes florales comparado con otras especies de palmas que crecen en simpatía o cercanas al área de estudio por ejemplo *Bactris guineensis* fue visitada por 27 especies, *Cryosophila kalbreyeri* por 14 especies, *Attalea butyraceae* por 14 especies (Brieva *et al.*, datos en prensa). Las abundancias no fueron tan altas comparadas con otros estudios, las palmas se han destacado por albergar alto número de insectos en sus inflorescencias, con valores que oscilan entre 10,000 y 200.0000 insectos en una inflorescencia (Listabarth, 1994; Bernal & Ervik, 1996; Núñez *et al.*, 2015). La abundancia de visitantes florales es uno de los criterios más importantes para definir polinizadores en palmas (Galeano *et al.*, 2013) y en la mayoría de especies de palmas estudiadas hasta ahora presentan entre sus visitantes pocas especies son muy abundantes.

La alta tasa en la producción de inflorescencias y flores y la alta diversidad de visitantes que se presentan cuando *S. mauritiiformis* se encuentre en período reproductivo no se vio expresado en la producción de gran cantidad de frutos y los resultados son concluyentes mostrando que la palma Amarga presentó un éxito reproductivo muy bajo, con sólo un promedio del 6,9% de las flores de cada inflorescencia que se convirtieron en frutos (Figura 6). La situación fue tan complicada que hubo casos en donde de las seis inflorescencias que se desarrollaron y florecieron en un individuo ninguna formó frutos.

Es conocido que en general en plantas con flores, pero muy en particular en las plantas con flores hermafroditas la producción de flores y óvulos exceda considerablemente la producción de frutos y semillas (Stephenson, 1981; Wiens, 1984; Burd, 2004) como en el caso aquí descrito. Sin embargo en palmas, no se ha presentado un caso similar, el porcentaje de formación de frutos en algunas especies es mucho más alto, por ejemplo en especies de *Oenocarpus* la eficiencia reproductiva oscilan entre 24 y 43% (Núñez & Rojas, 2008), en *Mauritia flexuosa* de 46.2% (Núñez & Carreño, 2013), en especies de *Bactris* (Listabarth, 1996; Brieva datos sin publicar) y en especies de *Ceroxylon* (Carreño, 2013).



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Diferentes hipótesis pueden plantearse que puedan explicar la baja eficiencia reproductiva encontrada en *S. mauritiiformis*. *i. Corte de la hoja*. El corte de hojas de la palma amarga, lo cual es la principal actividad económica asociada a este recurso en el departamento de Sucre y en la Costa Caribe colombiana, principalmente ocurre durante la época de bajas precipitaciones, es decir, entre los meses de diciembre a marzo, obedeciendo a que en este periodo, las hojas se pueden secar a cielo abierto, sin que se retrase el proceso o se dañen por el agua que se acumula en ellas mientras estas se secan. La intensidad del corte de hojas sobre la población y los individuos de *S. mauritiiformis* es muy alta, en esta temporada se cosechan todos los individuos y solo se dejan tres hojas por individuo incluyendo la más nueva, es decir, que a cada individuo se le corta ca. 78,2% de su superficie foliar. Teniendo en cuenta que para *Chamaedorea radicalis* (Mart.) Sánchez *et al.* (2010) reporta una cosecha del 40,0%, Este valor es el mayor reportado para las palmas de las que se aprovechan las hojas,

La época de corte coincide con el desarrollo de los frutos, evento que se podría interrumpir por la falta de recursos materno (Stephenson, 1981) conllevando al aborto de frutos e infrutescencias completas. Así mismo, como el corte de hojas ocurre todos los años, y al inicio de la salida de prófidos en la población, evento que marca el principio de un nuevo ciclo reproductivo, esto iría acompañado con una baja superficie foliar, dado que para este periodo por lo regular los individuos no han desarrollado suficientes hojas poscosecha, esto podría resultar en una disminución en la cantidad de metabolitos y de moléculas energéticas necesarias para empezar un nuevo ciclo reproductivo, con llevando al aborto de las inflorescencias, yemas y flores, en cualquier grado de desarrollo (Calvo *et al.*, 2009; Valverde *et al.*, 2006).

Por lo tanto, de acuerdo con nuestras observaciones sugerimos que la gran inversión que tienen que hacer los individuos año tras año hacia la producción de hojas en respuesta a la alta intensidad de cosecha de las mismas, podría resultar en una menor disponibilidad de recursos energéticos y metabolitos necesarios en los eventos reproductivos en *S. mauritiiformis* tal y como se ha reportado para otras especies de palmas (Endress *et al.*,



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

2004, Valverde *et al.*, 2006). Sin embargo, se requieren estudios que cuantifique y validen lo aquí planteado.

ii. Cantidad de polinizadores. Ha sido ampliamente demostrado que la escasez de polinizadores es responsable de la reducción de la maduración de frutos (Willson & Schemske, 1980; Bierzychudek, 1981; Hossaert & Valero, 1988). Aunque las inflorescencias de *S. mauritiiformis* recibió visitantes, la cantidad al parecer no es suficiente dado el alto número de flores que pueden encontrarse activas cada día floral. Tan sólo las especies de abejas se les encontraron cumpliendo un papel importante como polinizadores, el resto de especies deben ser considerados depredadores de flores y no cumplen un papel eficiente en la polinización de la palma. El papel en la polinización de abejas en la mayoría de los casos es secundario y eventual, precisamente porque no siempre es eficiente a pesar de que usualmente se presenta alta diversidad, frecuencia de visita y alta abundancia (Bernal & Ervik, 1996; Núñez & Rojas, 2008; Copete *et al.*, 2011, Fava *et al.*, 2011). Esto se debe a que en la familia Arecaceae existen filtros selectivos impuestos por la morfología, por los caracteres florales, por la hora de anthesis, por el tipo de sistema reproductivo y por el comportamiento de los insectos que dificultan y seleccionan el polinizador o disminuyen su eficiencia como vectores de polen.

iii. Florivoria. Según Stephenson (1981), el factor que más comúnmente afecta la formación de frutos es la limitación de recurso materno, así la herbivoría foliar, frecuentemente aunque no siempre, limita la producción de semillas en una planta, debido a que las plantas dañadas tienen pocos recursos para la producción de estructuras reproductivas, de igual manera para la maduración de frutos; conllevando el aborto de tales estructuras (Strauss, 1991). Adicionalmente, en ocasiones la competencia por nutrientes, agua y luz entre plantas sometidas a daños por herbivoría (Lehtila & Strauss, 1997), y la inversión en los diversos mecanismos de respuesta antiherbivoría, hace que éstas dispongan menos recursos para el desarrollo normal de la temporada de floración y fructificación (Strauss *et al.*, 2002, Anten *et al.*, 2003). Los valores indicados en este estudio para *S. mauritiiformis* están relacionados con los reportados en la literatura, y que demuestran que afecta directamente en la proporción de frutos formados, y que puede



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

poner en riesgo el establecimiento de nuevos individuos dentro de la población. Un efecto antagónico que presentan aquellas plantas que tienen una floración extensiva (9-20 días) es que se convierten en alimento para los insectos que se alimentan de tejido floral ya sean en forma de botones florales o de flores abiertas. Estas interacciones antagónicas reducen el éxito reproductivo de plantas a través del consumo y destrucción de las estructuras reproductivas (Stephenson & Bertin, 1983; Wiens *et al.*, 1987) o de manera indirecta modificando en calidad y cantidad de recompensas y atrayentes necesarios en la interacción con verdaderos polinizadores; pocos son los estudios que han abordado la interacción existente entre polinización y florivoría (Augspruger, 1981; Herrera, 1993; Cunningham, 1995; Juergen & Bergelson, 1997; Mothershead & Marquis, 2000) y el efecto que sobre el éxito reproductivo pueda causar tal interacción. Según Cunningham (1995) la herbivoría floral para la palma *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Linden ex. H. Wendl.) se presenta en un alto promedio alcanzando valores entre 32% al 41% de flores por inflorescencias destruidas por visitantes, sin embargo, indica que el 18% de las inflorescencias alcanzan más del 80% de destrucción de sus flores, reduciendo el número de visitas por parte de su principal polinizador.

Los valores reportados en este estudio tanto de pocos visitantes, corte de hojas y herbivoría floral y la interacción entre ellos, están relacionados con los reportados en la literatura, y que demuestran que afecta directamente en la proporción de frutos formados, y que puede poner en riesgo el establecimiento de nuevos individuos dentro de la población para *S. mauritiiformis*.

AGRADECIMIENTOS

Para la financiación del proyecto contamos con apoyo del Programa Paisajes de Conservación del Fondo Patrimonio Natural-USAID, a través del proyecto “Formulación de planes de manejo y uso sostenible de palmas promisorias de la región Caribe que aporte a una estrategia de uso de recursos naturales del bosque seco tropical”. Los autores agradecen al señor Antonio Mendoza por permitir acceder a los terrenos donde se realizó el estudio, y al Laboratorio de Biología de la Universidad de La Salle, en Bogotá.



Ejecutado por:



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA
SEDE BOGOTÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES
INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES

En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

Literatura citada

- Anten, N., Martinez, M. & Ackerly, D. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology* 84: 2905–2918.
- Barrett, S. & Eckert, C. 1990. Variation and evolution of mating systems in seed plants. In S. Kawano, ed. *Biological approaches and evolutionary trends in plants*. Academic Press, London.
- Bernal R. y F. Ervik. 1996. Floral biology and pollination of the dioecious palm *Phytelephas seemannii* in Colombia: An adaptation to Staphylinid beetles. *Biotropica* 28: 682-696
- Bierzychudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *American Journal of Botany* 78: 1683-1693.
- Brieva, O., E.; Gómez, H. & Brieva, E. 2008. Estado actual de conservación de *Sabal mauritiiformis* (PALMAE) en el departamento de Sucre- Costa Caribe Colombiana. En Libro de resúmenes III Congreso Internacional de Ecosistemas Secos. Santa Marta Pp. 231-232.
- Brown, K. E. 1982. Observations on the natural history of the cabbage palm, *Sabal palmetto*. *Principes* 26: 44- 48.
- Brown, K. E. 1976a. Ecological studies of the cabbage palm. *Principes* 20: 3 - 10.
- Brown, K. E. 1976b. Ecological studies of the cabbage palm, *Sabal palmetto*. II Dispersal, predation and escape of seeds. *Principes* 20: 49- 56.
- Burd, M. 2004. Offspring quality in relation to excess flowers in *Pultenaea gunnii* (Fabaceae). *Evolution*. 58:2371-2376.
- Calvo, L.M., Zapata, M. & Vivar, I. 2009. Effects of leaf harvest on *Thrinax radiata* palm: implications for management and conservation. *J trop. Forest science*. 21 (1): 34-44.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

- Carreño, J. 2013. Ecología de la polinización de tres especies de palmas de cera (arecaceae) *Ceroxylon parvifrons*, *Ceroxylon ventricosum*, *Ceroxylon vogelianum* en los Andes de Colombia. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes, Bogotá Colombia.
- Copete, J., D. Mosquera y L. A. Nuñez. 2011. Ecología de la polinización de la palma *Manicaria saccifera* (Gaertn). Un caso de mutualismo obligado Palma-Polinizador. En Libro de resúmenes. Simposio internacional “impacto de la cosecha de palmas en los bosques tropicales”. Agosto 5-12 de 2011. Leticia-Colombia. 105pp.
- Cunningham, S. 1995. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne ghiesbreghtiana* (Arecaceae): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *Am J Bot* 82:1527–1536.
- Dafni, A. 1992. Pollination Ecology. A practical approach. Oxford University Press, Oxford.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2014. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Endress, B., D.L. Gorchoy, and R.T. Noble. 2004. Non-timber forest product extraction: Effects of harvest and browsing on an understory palm. *Appl. Ecol.* 14: 1139-1153.
- Fava W., W. da Silva y M. Sigrist. 2011. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae: Arecoideae). Phenology and pollination ecology in the panatanal, Brazil.(6):575-584
- Faegri K. y L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press. New York. 244pp
- Galeano, G. & R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia. Guía de campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.
- Galeano, G. 2013. Usos de las palmas nativas de Colombia. Págs. 12 – 23. En: R. Bernal. y G. Galeano (Eds.) Cosechar sin destruir - Aprovechamiento sostenible de palmas



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Fondo para la Biodiversidad y Áreas Protegidas

Programa Paisajes de Conservación-Caribe

colombianas. Facultad de Ciencias-Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 244 pp.

Gómez, H. & Brieva, O., E. 2008. Aprovechamiento y comercialización de Palma Amarga *Sabal mauritiiformis* (PALMAE) en el departamento de Sucre- Costa Caribe Colombiana. En Libro de resúmenes III Congreso Internacional de Ecosistemas Secos. Santa Marta Pp. 282.

GraphPad Prism version 5.00 for Windows. GraphPad Software, San Diego California USA.

Hammer Ø, DAT Harper & PD Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontología Electrónica 4: 1-9.

Henderson, A. 1986. A Review of pollination studies in the Palmae. Botanical Review 52: 221–259.

Henderson, A., G. Galeano & R. Bernal.1995. Field guide to the Palma of the Americas. Princeton. University press, Princeton. 352pp. 144 p.

Henderson A. 2002. Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press. New York. 259 pp

Hermanutz, L., Innes, D., Denham, A., & Whelan, R., 1998. Very low fruit: flower ratios in *Grevillea* (Proteaceae) are independent of breeding system. Australian Journal of Botany. 46, 465–478.

Hernández, C.J.; Sánchez, E. 1992. Biomasa terrestres de Colombia. Págs. 153-174. En: Halffter, I.G. (ed.). La Biodiversidad Biológica de Iberoamérica. CYTED, Inst. De Ecología y Secretaria del Desarrollo Social, México.

Holdridge, L.R. 1978. Ecología basada en zonas de vida. IICA, San José.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



MinAmbiente
Ministerio de Ambiente
y Desarrollo Sostenible



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

- Hossaert, M. y M. Valero. 1988. Effect of ovule position in the pod on patterns of seed formation in two species of *Lathyrus* (Leguminosae: Papilionoideae). American J. of Bot. 75:1714-1731.
- IDEAM. 2015. Instituto de estudios ambientales datos climáticos 2013 y 2014.
- IGAC. 1969. Monografía del Departamento de Sucre. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Bogotá, Colombia.
- Kearns, C.A. & Inouye, D. 1993. Tecahniques for pollination Biology University press of Colorado. 583pp.
- Küchmeister, H.1997. Reproduktionsbiologie neotropischer Palmen eines Terra firme-Waldes im brasilianischen Amazonasgebiet. Ph. D. Thesis, Justus-Liebig-Universität, Gießen, Germany.
- Lehtila, K. & Strauss, S. Y. 1997. Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. Oecologia 111: 396- 403.
- Listabarth, C. 2001. Palm pollination by bees, beetles and flies: Why pollinator taxonomy does not matter. The case of *Hyospathe elegans* (Arecaceae, Arecoideae, Areceae, Euterpeinae). Plant Species Biology 16, 165–181.
- Listabarth, Ch. 1996. Pollination of *Bactris* by *Phyllotrox* and *Epurea*. Implication of the palm breeding beetles on pollination and the community level. Biotrópica, 28:69-81.
- Listabarth, C. 1994. Pollination and pollinator breeding in *Desmoncus*. Principes, 38, 13–23.
- Listabarth, C. 1992. A survey of pollination strategies in the Bactridinae (Palmae). Bulletin l'Institut Français d'Etudes Andines. 21(2): 699 -714.
- Pérez, M. y S. Rebollar. 2003. Anatomía y usos de las hojas maduras de tres especies de *Sabal* (Arecaceae) de la Península de Yucatán, México. Rev. Biol. Trop. 51 (2): 333-344



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

- Proctor M., P. Yeo & A. Lack. 1996. The natural history of pollination. Timber Press, USA. 479 pp.
- Mothershead K. & Marquis RJ (2000) Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. Ecology 81:30–40
- Newstrom, L.E., Frankie, G. & Baker, H. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. Biotropica. 26(2):141-159.
- Núñez L., R. Bernal & J. Knudsen. 2005. Diurnal palm pollination by Mytropine beetles: is it weather-related?. Plant Systematic and Evolution. 254: 149–171.
- Núñez, L. & R. Rojas. 2008. Biología reproductiva y ecología de la polinización de la palma milpesos *Oenocarpus bataua* en los Andes colombianos. Caldasia 30(1): 99–122.
- Nuñez, L. A., & Carreño, J. (2013). Biología reproductiva de *Mauritia flexuosa* en Casanare, Orinoquia colombiana. In C. A. Lasso, A. Rial, & V. González (Eds.), *Morichales y Cananguchales de la Orinoquia y Amazonia (Colombia-Venezuela)* (p.p. 119-150). Bogotá D.C., Colombia: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Núñez, L. A.; C. Isaza & G. Galeano. 2015. Ecología de la polinización de tres especies de *Oenocarpus* (Arecaceae) simpátricas en la Amazonia Colombiana. Rev. Biol. Trop. Vol. 63 (1): 35-55.
- Ramp, P.F. 1989. Natural history of *Sabal minor*: demography, population genetics and reproductive ecology. Ph. D. Dissertation, Tulane University, New Orleans, LA, USA. Citado en: Henderson, A. 2002. Evolution and Ecology of Palms. New York Bot. Gard. New York.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano



USAID
DEL PUEBLO DE LOS ESTADOS
UNIDOS DE AMÉRICA



Programa Paisajes de Conservación-Caribe

- Sánchez, G., Reyes, P., Mora, A. & Martínez, J. 2010. Estudio de la herbivoría de la palma camedor (*Chamaedorea radicalis*) mart., en la Sierra madre Oriental de Tamaulipas, Mééxico. Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 26(1): 153-172.
- Scariot, A., Lleras, E. & Hay, J. 1991. Reproductive Biology of the Palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. Biotropica. 2: 12-22.
- Silberbauer - Gottsberger, I. 1990. Pollination and Evolution in Palms. Phytion, Horn, Austria. 30: 213-233.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12: 253-279.
- Strauss S.Y. 1991. Direct, indirect and cumulative effects of three native herbivores on a shared host plant. Ecology 72: 543-558.
- Strauss, S., Rudgers, J., Lau, J. & Irwin, R. 2002. Direct and ecological costs of resistance to herbivory. Trends in Ecology & Evolution, 17: 278-285.
- Sutherland, S. & Delph, L. 1984. on the importance of male fitness in plants: patterns of fruit- set. Ecology 65: 1093-1104.
- Valverde, T., Hernandez, & Mendoza, S. 2006. Effect of Leaf Harvesting on the Demography of the Tropical Palm *Chamaedorea elegans* in South- Eastern Mexico, Journal of Sustainable Forestry, 23:1, 85-105
- Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding system, and reproductive success in plants. Oecologia. 64:47-53.
- Willson, M. F. y D.W. Sschemske. 1980. Pollinator limitation, fruit production, and floral display in Pawpaw (*Asimina triloba*). Bulletin of the Torrey Botanical Club.107:401-408.
- Zapata, T. R. & M. T. K. Arroyo. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. Biotropica 10: 221-230.
- Zona, S. 1990. A monograph of SABAL (Arecaceae: Coryphoideae). Aliso 12(4) 583-666.
- Zona, S. 1987. Phenology and pollination biology of Sabal etonia (Palmae) in Southeastern Florida. Principes 31 (4): 177-182.



Ejecutado por:



En la zona:

Caribe colombiano